

学校编号: 10384 分类号: _____ 密级: _____
学号: B952901 UDC: _____

学 位 论 文

微型浮游植物在台湾海峡及厦门西海域 碳磷循环中的作用研究

黄 邦 钦

指导教师姓名 洪华生 教授、博士

申请学位级别 博士 专业名称 环境科学

论文提交日期 1999 年 7 月 论文答辩日期 1999 年 8 月

学位授予单位和日期 厦 门 大 学

答辩委员会主席 李少菁 教 授

评阅人 李少菁 教 授

黄宗国 研究员

宁修仁 研究员

摘 要

本论文研究了微型和微型浮游植物在台湾海峡和厦门西海域碳磷循环中作用问题。全文分成两个部分，第一部分是关于碳循环，第二部分是关于磷循环。

第一部分：微型和微型浮游植物在台湾海峡和厦门西海域碳循环中的作用研究

分别于 1997 年 8 月、1998 年 2-3 月和 1998 年 8 月在台湾海峡，1997 年 10 月和 1998 年 4 月在厦门西海域进行现场观测和实验，研究上述海域浮游植物生物量和初级生产力的粒级结构、各粒级生物量的分布，微型浮游植物的类群组成、丰度、生物量和生长速率的时空变动及其调控机制，结果如下：

台湾海峡微型（PICO）、微型（NANO）、小型（MICRO）浮游植物对总生物量贡献分别为 38%、40%、22%，对总初级生产力的贡献分别为 48%、25%、27%；在微型浮游植物的类群组成上以 PE 细胞占优势，平均占 83-93%，EU 细胞次之，PC 细胞最少。微型浮游植物丰度的平面分布不均匀，各类群具有不同的密集区，垂直分布存在 6 种模式，以标准单峰和弱单峰为主；分布类型的多样化是由于研究海域复杂的地形及水动力（如跃层等）条件相互作用的结果。

厦门西海域 PICO、NANO、MICRO 对总生物量贡献分别为 19%、44%、37%，对初级生产力的贡献为 29%、36%、35%；在微型浮游植物的类群组成上，PC 细胞占优势，秋春平均分别为 78%、41%，其次是 PE 细胞，EU 细胞最少。厦门西海域浮游植物生物量的粒级结构和微型浮游植物的类群组成存在较大的时空变异性，这与该海域环境条件的异质性有关，由于受九龙江的影响，厦门西海域在盐度、悬浮颗粒物质、营养盐的分布及光的可利用性方面存在较大的差异。

浮游植物生物量粒级结构和微型浮游植物的丰度存在明显的变化，而且不同粒级和不同类群存在较为明显的差异。如各粒级生物量的变动方面，在台湾海峡中部海区，PICO 呈 98 年冬季 > 97 年夏季，NANO 则相反，MICRO 则基本不变；在年际变化方面，以海峡南部海区夏季为例，PICO+NANO 呈 94 年 > 97 年 \approx 98 年，而 MICRO 则呈 97 年 > 94 年 \approx 98 年。又如厦门西海域秋季，PICO+NANO 呈 97 年 > 94 年 > 93 年，MICRO 则呈 94 年 \approx 97 年 > 93 年。在微型浮游植物各类群方面，台湾海峡 PE 细胞 97 年夏季 > 98 年冬季，而 PC、EU 细胞则相反；各类群丰度均表现出 98 年夏季 > 97 年夏季。

分析了微微型浮游植物分布与环境因子的关系，表明温度是台湾海峡微微型浮游植物平面分布的关键因子，而光辐照度、温盐跃层是影响垂直分布的重要因子；盐度是影响厦门西海域微微型浮游植物类群组成和丰度的关键因子。

微微型浮游植物不同类群在时空分布上存在“位移”现象，这与不同类群对温度敏感性不同、对光的利用能力不同以及生存空间的互补性等因素有关，这种分布特征有重要的生态学意义，各类群可避免对营养物质和生存空间的竞争。

对台湾海峡初级生产的碳流途径进行了初步分析，表明将有25%经异养细菌的“二次生产”、36%通过原生动物的摄食“打包”作用后进入微食物环，考虑到呼吸消耗，有近60%的初级生产的碳经微食物环的两个起点（即从DOC和PICO）分别进入微食物环，表明微型生物食物网在该海域生源有机碳转换过程中起重要作用。

采用叶绿素间接估算法证实台湾海峡存在原绿球藻，其丰度介于 10^7 - 10^8 cell/dm³，若将此考虑在内，那么，在类群的丰度和生物量组成上，原绿球藻占优势。

第二部分：浮游植物在厦门西海域磷循环中的作用研究

分别于1993年8月、11月，1994年3月、5月、10月在厦门西海域进行现场采样与实验，分析测定了浮游植物对溶解有机磷（DOP）的利用、碱性磷酸酶活力（APA）的动态变化以及DOP利用与APA的关系。结果如下：

现场和培养实验均表明浮游植物能吸收利用DOP化合物，后者能支持其生长，浮游植物对DOP化合物的吸收有两种途径，对小分子DOP是直接吸收，对大分子DOP化合物则是通过APA降解后吸收，在多数情况下，随DOP浓度升高浮游植物吸收DOP增加，分析了DOP生物可利用性的生态意义，认为在低磷环境中，DOP的生态作用不容忽视。

APA呈较为明显的季节变动，总APA表现为93年夏季（8月）最高，94年春（5月）和93年秋（11月）最低，浮游植物和海水是碱性磷酸酶的主要载体，平均分别占44.7%和40.5%。与环境因子的相关分析表明，各形态磷，硝态氮、溶解氧、化学耗氧量、初级生产力、细菌生长速率（BP）对APA有较明显的影响；其中除BP与APA呈正相关外，其余均呈负相关，APA可作为水体磷状况（无机磷）的指示。

探讨了实验室培养条件下, 海洋浮游植物APA活力的动态变化, 结果表明, 在批量培养过程中, APA的动态变化呈“S”形曲线, 各形态溶解磷在APA变化过程中所起的调控作用不同, 介质中溶解无机磷和小分子溶解有机磷的浓度是影响APA变化的主要调控因子, 大分子溶解有机磷的浓度对APA的作用不明显, 但APA的增大可加速浮游植物利用大分子溶解有机磷的速率。

论文还就整个研究的不足之处进行了总结, 并就该领域的发展方向进行初步分析。

关键词: 微型和微微型浮游植物, 碳, 磷, 台湾海峡, 厦门西海域, 碱性磷酸酶

The Role of Nano- and Picophytoplankton in Cycling of Carbon and Phosphorus in the Taiwan Strait and western Xiamen Waters

Abstract

This dissertation focused on the role of nano- and picophytoplankton in cycling of carbon and phosphorus in the Taiwan Strait and Xiamen waters, it was divided into two parts. The first part related to carbon cycling, and the second part related to phosphorus cycling.

PART I Role of nano- and picophytoplankton in carbon cycling in the Taiwan Strait and western Xiamen waters

Size-fractionated phytoplankton biomass and productivity, variation of different size phytoplanktons, composition, abundance, biomass and growth rate of picophytoplankton, both in temporal and spatial variation and controlling factors, were carried out during three cruises in the Taiwan Strait (Aug.,1997, Feb.-March,1998 and Aug., 1998) and two cruises in the Xiamen waters (Oct.,1997 and April, 1998). The results are:

The contribution of pico-(PICO), nano-(NANO) and micro-phytoplankton (MICRO) was 38%,40% and 22% to total phytoplankton biomass, respectively, and these fractions of phytoplankton comprised 48%,25% and 27%, respectively, of the total primary productivity in the Taiwan Strait. Phycoerythrin-rich cyanobacteria (PE) dominated in abundance (contributed 83-93%), picoeukaryotes (EU) were second and phycocyanin-rich cyanobacteria (PC) were the least abundant. The horizontal distribution of PICO abundance was heterogeneous. Specific dense areas were found for each group of PICO. There were six patterns of vertical profiles of PICO in the Taiwan Strait, of which, standard monopeak and weak monopeak dominated, the diversity of PICO vertical profile may be due to complex topography and strong hydrodynamic (such as thermocline) in the study area.

The PICO, NANO and MICRO were 19%, 44% and 37%, respectively, of the total phytoplankton biomass, and 29%, 36% and 35%, respectively, of the total primary productivity in the western Xiamen waters. PC dominated in abundance (mean 78 and 41% in Oct.,1997 and April,1988, respectively), PE was second in abundance and EU was the least. There were variations of temporal and spatial scales,

both in size-fractionated phytoplankton biomass and PICO composition in the western Xiamen waters. These variations may result from the heterogeneous distribution of salinity, suspended particulate matter, nutrients and light availability in the study area, which was affected greatly by Jiulong River.

The variations of size-fractionated phytoplankton biomass and PICO abundance were evidently observed, and there were differences among different size phytoplanktons and PICO groups. For examples, regarding the seasonal variation of different size phytoplanktons, Feb.-March, 98 > Aug.,97 for PICO, but it was on the contrary for NANO and little variation for MICRO in the central area of the Taiwan Strait. For the annual variation, 94 > 97 \approx 98 for PICO+NANO (0.2-20 μ m), 97 > 94 \approx 98 for MICRO in the summer time in the southern area of the Taiwan Strait. In autumn of western Xiamen waters, it showed that 97 > 94 > 93 for PICO+NANO, 94 \approx 97 > 93 for MICRO. For PICO abundance, Aug.97 > Feb.-March, 98 for PE, but it was on the contrary for PC and EU.

Regression analysis between PICO abundance and environmental factors showed that temperature was a key factor in horizontal distributions, while the irradiance, thermocline and halocline were important factors affecting the vertical distribution in the Taiwan Strait. Salinity was a key factor regulating the distribution and composition in the Xiamen waters.

There were different 'niche' for the different PICO groups in the study areas, this may be due to the differences among the groups in the sensitivity to tolerate temperature and ability to use light.

The carbon flow of primary production (PPC) was analyzed, the result showed that 25% of PPC (PDOC) was incorporated into heterotrophic bacteria, 36% of PPC (PPOC) was grazed by protozoan, therefore, some 60% PPC was transferred to metazooplankton via microbial food web (MFW), which suggested that MFW would play an important role in organic carbon transformation in the Taiwan Strait.

Prochlorococcus may occur in the Taiwan Strait by using chl_a evaluation, its abundance ranged between 10^7 and 10^8 cell/dm³, *Prochlorococcus* would dominate the PICO both in abundance and biomass if it were included in PICO in the Taiwan Strait.

PART II Role of phytoplankton in phosphorus cycling in the western Xiamen waters

Availability of dissolved organic phosphorus (DOP) by phytoplankton and variation of alkaline phosphatase activity (APA) were studied during five cruises in the Xiamen waters, which were conducted in Aug., Nov., 1993, March, May and Oct., 1994, respectively. The results are:

Evidences from both *in situ* and culture experiments showed that phytoplankton could utilize DOP compounds that were added to the system. There were two possible paths for DOP utilization: one was direct uptake for small molecular forms of DOP (SDOP) and the other via decomposing by APA for the large molecular DOP (LDOP).

APA showed distinct seasonal variations, with a maximum in Aug., 1993, and minimum values in Nov., 1993 and May, 1994. The data also showed that phytoplankton and seawater were the two main carriers of APA, contributing 44.7% and 40.5%, respectively. Regression analysis showed that all species of phosphorus, nitrate, dissolved oxygen, chemical oxygen demand, photosynthetic rate and bacterial production (BP) had significant effects on APA. All were positive with APA except for BP.

The dynamics of APA was studied in the batch culture condition. The results showed that APA changed with an 'S' curve during batch culture. The different species of phosphorus had different effects on APA, in which dissolved inorganic phosphorus (DIP) and SDOP were significantly negative with APA. APA did not increase until the DIP and SDOP were depleted. LDOP had little effect on APA. High APA, however, would make the LDOP decompose quickly.

Keywords: nano- and picophytoplankton, carbon, dissolved organic phosphorus, alkaline phosphatase, Taiwan Strait, Xiamen waters

目 录

中文摘要.....	i
英文摘要.....	iv
致 谢.....	vii
目 录.....	viii
缩写词注释表.....	xv

第一章 绪 论.....1

第一节 微生物食物网在海洋生态系统物流、能流中的 重要作用和研究进展.....	1
第二节 磷对海洋初级生产力的限制作用.....	6

第二章 台湾海峡、厦门西海域浮游植物生物量、初级生产力的 粒级结构.....15

第一节 前言.....	15
第二节 材料与方法.....	17
第三节 浮游植物生物量、初级生产力的粒级组成及时空分布.....	19
第四节 微型和微型浮游植物的重要性.....	25
第五节 浮游植物各粒级生物量的年际变化.....	28
第六节 台湾海峡浮游植物碳流途径.....	32
小 结.....	34

第三章 台湾海峡微型浮游植物的时空分布及其调控机制.....48

第一节 前言.....	48
-------------	----

第二节 材料与方法.....	49
第三节 微微型浮游植物类群组成及时空分布.....	52
第四节 微微型浮游植物时空分布的调控机制.....	67
小 结.....	72

第四章 厦门西海域微微型浮游植物的时空分布及其调控机制.....102

第一节 前言.....	102
第二节 材料与方法.....	102
第三节 微微型浮游植物丰度的时空分布.....	103
第四节 微微型浮游植物分布的环境控制.....	106
小 结.....	110

第五章 厦门西海域浮游植物对溶解有机磷的利用

及其生态意义.....119

第一节 前 言.....	119
第二节 材料与方法.....	119
第二节 结 果.....	121
第三节 讨 论.....	122
小 结.....	126

第六章 厦门西海域碱性磷酸酶活力分布及其影响因子分析.....131

第一节 前 言.....	131
第二节 材料与方法.....	131
第三节 结 果.....	132
第四节 讨论.....	133
小 结.....	136

第七章 溶解态磷对微藻碱性磷酸酶活力的调控作.....140

第二节 前言.....140

第二节 材料与方法.....140

第三节 结果.....141

第五节 讨论.....143

小 结.....145

第八章 总 结.....151

参考文献.....155

附录 在学期间的科研成果.....167

第一章 绪 论

【本章主旨】 以微生物食物网为“主线”，分析其在海洋生态系统物流、能流中的作用及研究进展，接着分析了海洋环境条件下，初级生产力的限制因子以及溶解有机磷对近岸低磷海域初级生产过程的重要作用，从而引出本文的研究内容。

第一节 微生物食物网在海洋生态系统物流、能流中的重要作用和研究进展

碳及其相关生源要素的生物地球化学循环是近十多年来海洋科学的研究重点。国际上许多全球变化的前沿研究计划如全球海洋通量联合研究（Joint Global Ocean Flux Study, JGOFS）、海岸带陆—海相互作用（Land-Ocean Interactions in Coastal Zone, LOICZ）以及全球海洋生态系统动力学研究（Global Ocean Ecosystem Dynamics, GLOBEC）均充分强调了此一研究领域的重要性。它不仅与全球气候变化（Global Climate Change）和全球环境变化（Global Environmental Change）存在着耦合和反馈机制（SCOR, 1990），而且直接影响到海洋生物生产力和生物资源量的变动，是当前资源与环境动态研究共同关心且亟待加强的热点问题。

近海只占地球表面积的8%，却是海洋中生产力最高的区域，占全球生产量的20%。而且，由于其处于陆—海过渡带，与环境、气候变化过程的耦合更紧密，相互间的反馈作用也显著得多（LOICZ, 1993）。同时，这里还是人类活动对海洋环境影响最剧烈的地方。因此，开展近岸海域碳及其相关生源要素的生物地球化学过程的研究，具有重大的理论和实践意义。

当前，国际上有关海洋生物地球化学过程的研究进展十分迅速。不仅在概念上有新的飞跃，技术上亦有较大发展。首先是颗粒计数器的应用导致了粒径谱（Size spectrum）概念的产生（Sieburth et al., 1978），从准微米级的病毒（0.02 μm —0.2 μm ）到厘米（甚至分米级）的游泳生物全部视为海水中颗粒物，各粒级上生物量的分布都在特定生态系统中呈现一种稳定的结构（图1-1）。这样的划分为定量研究生态系统能流、物流，特别是以模式研究浮游生物动力学提供了极大的方便（Moloney & Field, 1991; Moloney et al., 1991）。其次是越来越重视微型、微微型浮游生物的作用（包括病毒、细菌、微型、微微型浮游植物及原生动物）。从全球范围来看，初级生产者粒级越小，对初级生产力贡献越大，浮游植物每年生产30Gt C，大型底栖性植物则只有5Gt C（Raven, 1995）。

自从Pomeroy（1974）对传统的食物链（即硅藻→桡足类→鱼类）在海洋生

态系统物流中的重要性提出质疑, Azam等(1983)提出微食物环(Microbial food loop)概念以来, 海洋微食物环的研究取得重大进展。首先, 重新评估了细菌在生态系统中的作用问题, 原来认为细菌仅作为一个分解者的角色, 新近的研究表明其不仅是分解者, 同时也是生产者(二次生产者, secondary producer)(Scaria, 1988), 异养细菌能将其它生物不能直接利用的溶解有机碳(DOC)转化成颗粒有机碳(POC)(细菌本身), 通过原生动物的摄食“打包”作用, 将能量传递至后生动物(Legendre & F  vre, 1995)(图1-2)。其次, 对微型生物食物网在生态系统物流、能流中的作用有更深入的认识, 如微型生物的物流(能量转换)效率高, 平均可达30~40%(Sherr & Sherr, 1988); 同时, 它具有强大的自我调节功能, 如: 微微型浮游生物的生物量随季节变化很小, 暗示其中存在着特殊的平衡机制(Magazzu & Decembrini, 1995); 在热带和亚热带海域, 微食物环的作用明显强于温带、寒带海域, 且传统的单一粒级的浮游植物(硅藻)→浮游动物(桡足类)→鱼类营养关系也不再适用于此类海区(Pomeroy, 1974; Ducklow, 1994)。

在微食物网中有两个不同的起点, 一个是DOC起点, 另一个是PICO(包括部分NANO)起点, 为此, 在文献中, 我们常看到“微食物环”(Microbial food loop)和“微型生物食物网”(Microbial food web, MFW)的两个不同但有关联的概念, 前者指较为“封闭”(closed)的能流途径, 即DOC→细菌→原生动物; 而后者则指较为“开放”(opened)的能流途径, 除上面提到的外, 还包括PICO和部分NANO等初级生产者(Rassoulzadegan, 1993; Legendre & F  vre, 1995)。研究表明, 在明显层化的上层水体中, 微型生物食物网的作用非常显著(Cushing, 1989), 而且微食物环各粒级间均有相对应的摄食关系, 并且这种相互作用都较活跃(Fogg, 1995)(图1-2)。

关于微型生物食物网在全球碳循环中作用问题, 人们提出了生物CO₂泵的概念(Volk & Hoffert, 1985), 目前研究表明, 全球海洋中去除CO₂存在三种泵, 其中一种是溶解度泵(Solubility pump), 这是一种物理泵, 它与海洋环流密切相关, 其原理是底层低温海水将大气中的CO₂溶解吸收并带入深海中; 另两种均为生物泵(Biological pump), 其一是碳酸盐泵(Carbonate pump, 有些学者认为属于化学泵(Chemical pump)), 实际上, 碳酸盐泵除了形成碳酸钙沉淀而移出真光层或沉入海底外, 一些特殊的微型生物, 如球石藻(Coccolithophores)和原生动物有孔虫(foraminifera)在碳酸盐(以及CO₂)的去除中起重要的作用, 这类微型生物以碳酸钙(还有少量碳酸镁)为骨架或细胞壁, 研究表明, 有孔虫的沉降速率大得惊人(据报道高达每天2500 m)(Takahashi & B  , 1984), 球石藻可能以粪块形式沉降, 而且具有与大颗粒相类似的沉积学行为(Honjo, 1980)。其二是生物CO₂泵(也有称为软组织泵, Soft tissue pump), 指浮游植物通过光合作用将无

机碳固定为有机碳, 其中的一部分或以完整细胞或粪块或海雪形式沉降至深海中 (Volk & Hoffert, 1985; Legendre & Fèvre, 1995), 此外, 另一部分有机碳通过食物链 (网) (包括MFW) 的层层传递, 最终沉降到深海中, 与海气交换过程隔绝 (Longhurst & Harrison, 1989)。

关于MFW对大气中CO₂浓度的响应问题, 目前的研究表明, 在较短的时间尺度上, MFW并不会直接增加对大气CO₂的去除, 这是因为海洋光合作用一般不受CO₂的限制, 但新近的研究表明, 在最适光照和温度条件下, 海洋硅藻生长可能受游离CO₂浓度的限制 (Riebesella et al., 1993), 因此, 在生物CO₂泵对CO₂浓度升高的响应问题上不能一概而论 (Raven, 1993; Hein & Sandjensen, 1997); 另外, 关于铁是否影响海洋浮游植物光合作用, 进而影响对大气中CO₂的吸收问题亦存在较大的争议 (Martin et al., 1990a)。一派认为, 生物过程可有效地去除大气中CO₂。南大洋营养盐高但浮游植物生物量低 (high nutrients, low chlorophyll, HNLC), 主要是因为该海域铁含量极低, 若施铁肥, 则这一海域对碳的净吸收量将由每年0.1 Gt猛增到2-3 Gt (Martin et al., 1990b)。在赤道太平洋已进行两次大规模的施铁实验, 第一次只观测到浮游植物生物量和光合速率的升高, 但对CO₂分压的影响不显著 (Martin et al., 1994); 第二次实验不仅观测到浮游植物数量的增加 (约高20多倍, 相当于近岸水华的程度), 优势种群的演替 (大粒级的硅藻成为优势种), 而且还观测到CO₂分压下降, 海-气交换通量减少了近60%, 二甲基硫 (dimethyl sulphide, DMS) 浓度增加了3倍以上 (Coale et al., 1996)。然而, Broecker (1990, 1991) 则认为海洋与大气间CO₂的交换是物理过程, 主要受风应力的影响和控制, 生物过程对吸收大气CO₂的作用微乎其微。但从较长的时间尺度上, 生物泵和气候变化是相关的, 海洋中的生物活动受气候变化的影响, 包括直接的 (如温度和云覆盖) 和通过气候反馈机制影响海洋水动力条件, 进而影响生物生产过程 (Legendre & Fèvre, 1995)。由于生物泵在全球不同碳贮库间的总体平衡上有较大的贡献 (Sundquist, 1985), 因此定量研究生物泵在碳通量中作用是十分重要的 (JGOFS, 1990)。

新方法和新技术的应用导致了微微型浮游植物中两大类群被相继发现, 这一发现已引起全球海洋生态学家的广泛关注。应用粒级分离和同位素示踪技术的研究表明, 微微型浮游植物在浮游植物总生物量和总初级生产力中占非常重要的地位, 在热带海区可高达80% (Li et al., 1983), 在亚热带可达60% (Platt et al., 1983), 在温带海区可达30% (Joint, 1986)。因此许多学者认为, 微微型浮游植物的发现不仅使传统的食物链的碳流途径得到补充和修正 (Stockner, 1988), 而且更加确信了水生生态系统中微型生物食物网在能量流动、碳循环和营养盐再生中所起的重要作用 (Pomeroy, 1974; Azam et al., 1983; Williams, 1984; Caron et al., 1985)。目

前的研究表明, 微微型浮游植物由真核微微型浮游植物 (Picoeukaryotes)、蓝细菌 (Cyanobacteria) 和原绿球藻 (Prochlorophytes) 三个类群组成。在MFW中, 微微型浮游植物的碳流去向较为复杂, 主要通过异养鞭毛虫 (Heterotrophic flagellate) 和纤毛虫 (Ciliate) 的摄食后进入后生动物 (Stockner, 1988) (图1-3)。

蓝细菌的发现可追溯到本世纪70年代末, 当时由于落射荧光显微技术的应用, 导致了Johnson & Sieburth(1979)和Waterbury et al.(1979)在海洋中几乎同时发现球状蓝细菌的普遍存在, 在此之前, 关于个体微小 (微微型的粒径) 的蓝细菌和绿藻类在海水和淡水生态系统中的分布仅有零星的报道 (图1-4)。现有的研究表明, 蓝细菌广泛分布于热带和温带的水体中(淡水和海水) (Stockner & Antia, 1986; Stockner, 1988, 1991), 甚至在寒冷的极地海域亦有它的踪迹 (Marchant et al., 1987; 宁修仁等, 1996), 在热带和亚热带海域, 其丰度通常在 10^6 - 10^8 cell/l (Murphy & Haugen, 1985)。在蓝细菌的分类方面, 目前的研究表明, 海洋中的蓝细菌主要是聚球藻属 (*Synechococcus*), 此外还发现 *Synechocystis* 属 (表1-1), 基于蓝细菌在藻胆素组分不同, 将其分成富含藻红素的蓝细菌 (Phycoerythrin-rich cyanobacteria) 和富含藻蓝素的蓝细菌 (Phycocyanin-rich cyanobacteria); 在形态和"生活方式"方面, 主要以球型单细胞为主, 还有双细胞、多细胞群体以及杆状 (MacIsaac & Stockner, 1993; 图1-4)。

之后, 由于流式细胞测定技术的应用, 人们在80年代末又发现了一类细胞更小且丰度更大的微微型浮游植物——原绿球藻 (*Prochlorococcus*, PRO) (Chisholm, 1988; Li et al., 1988; Neveux et al., 1989)。原绿球藻具有独一无二的光合色素系统 (含二乙烯叶绿素a, b, α -胡萝卜素及玉米黄质)、独特的生态位和无可替代的生态学意义, 已引起全球范围内海洋科学家的极大关注, 成为90年代海洋生态学的研究热点之一 (焦念志、陈念红, 1995)。现有的结果表明, 原绿球藻广泛分布于热带和亚热带大洋、亚极地海域、陆架边缘海以及近岸河口、海湾 (Olson et al., 1990; Vaulot et al., 1990; Li, 1995; Shimada et al., 1995; Campbell et al., 1997, 1998; Jiao et al., 1998; Jiao & Yang, 1998)。在数量(丰度)上, 原绿球藻一般要高于蓝细菌 (在寡营养海区要高出1-2个数量级), 如在亚热带北太平洋 (ALOHA测站), 原绿球藻的平均丰度为 1.76×10^8 cell/l, 蓝细菌为 1.4×10^6 cell/l (Campbell et al., 1997); 在层化的水体中, 原绿球藻在浮游植物总生物量和个体丰度上均占优势 (尤其在寡营养海域)。在原绿球藻的分布上, 一般认为温度、光和含氮营养盐是控制其分布的重要因子 (Vaulot, 1992; 焦念志、陈念红, 1995)。

表 1-1 海水和淡水生态系统中原核和真核微微型浮游植物(仿 Stockner(1988))
Table 1. Prokaryotic and eucaryotic picoplankton from marine and freshwater ecosystems (modified from Stockner, 1988)

Prokaryote

Cyanobacteria

Chroococcales

Marine

Synechococcus (Johnson and Sieburth 1979; Waterbury et al. 1979)

Synechocystis (Campbell et al. 1983)

Freshwater

Cyanodictyon reticulatum (Cronberg and Weibull 1981)

Cyanonephron styloides (Hickel 1981)

Synechococcus (Drews et al. 1961)

Prochlorophyte *

Marine

Prochlorococcus marinus (Chisholm 1992)

Eucaryote

Chlorophyceae

Marine

Chlorella-like (Johnson and Sieburth 1979; Joint and Pipe 1984;
Takahashi and Hori 1984)

Chlorella nana (Andreoli et al., 1978)

Nannochloris spp. (Butcher 1952; Sarokin and Carpenter 1982)

Freshwater

Chlorella minussina (Fott and Noyakoya 1969)

Stichococcus spp. (Butcher 1952; George 1957)

Prasinophyceae

Marine

Micromonas pusilla (Johnson and Sieburth 1982)

Pyramimonas spp. (Takahashi and Hori 1984)

Dolichomastix lepidota (Manton 1977)

Eustigmatophyceae

Marine

Nannochloropsis spp (Tumer and Gowen 1984)

Bacillariophyceae

Marine

“unidentified” (Takahashi and Hori 1984)

Cryptophyceae

Marine

Hillea marina (Butcher 1952)

Freshwater

Rhodomonas pygmaea (Javomicky 1976)

Others

“unidentified chrysophytes” (Takahashi and Bienfang 1983)

“unidentified haptophyte” (Takahashi and Hori 1984)

* 原表上无此类别，系作者根据文献资料添加的。

与上述两类相比，真核微小型浮游植物在形态和分类上具有较大的多样性，它主要包括绿枝藻、定鞭金藻、金藻、Pelagophyceae、硅藻等门类（科），迄今为止发现的最小的真核微小型浮游植物的粒径为0.7-1 μm，其色素系统为叶绿素

a、b、c和富含萘黄质 (violaxanthin) 的类胡萝卜素, 属绿藻类 (宁修仁, 1997)。在个体数量上, 真核微微型浮游植物一般小于原绿球藻和蓝细菌, 如上面提到的 ALOHA测站, 平均值仅为 $1.0 \times 10^6 \text{ cell/l}$ (Campbell et al., 1997), 但由于其个体较大, 在生物量和生产力方面常超过二者, 如在北大西洋中部, 在超微型浮游植物中 ($< 5 \mu\text{m}$), 真核微微型浮游植物占叶绿素生物量的61%, 碳生物量的87%, 初级生产力的68% (Li, 1995)。

第二节 磷对海洋初级生产力的限制作用

海洋中的营养元素根据其含量高低将其分为常量元素和微量元素, 前者如氮 (N)、磷 (P)、硅 (Si), 后者如铁 (Fe)、锰 (Mn)、铜 (Cu)、钼 (Mo) 等, 常量元素是海洋生物生长繁殖不可缺少的化学成分, 而后者对生物生长起重要的调节和促进作用。由于上述营养元素在水体和生物体中不同特点, 在某些情况下, 营养物质中某些元素会限制生物的生长及其它生命活动。过去一般认为, 在河流和湖泊生态系统中, 磷限制浮游植物的生长, 然而, 在海洋环境条件下, 海洋地球化学家和生物学家持完全相反的观点 (Smith, 1984), 前者认为海洋初级生产力受磷限制, 这主要是基于海洋中氮限制问题可以通过生物固氮作用而获得解决的假设 (Redfield, 1958); 而后者认为近岸海域初级生产力受氮限制, 他们认为在全球或较长的时空尺度上, 生物固氮作用在调节海洋营养盐平衡或水平上起重要作用, 但在局部或较短的时空尺度上, 固氮作用不是那么有效 (Ryther & Dunstan, 1974)。

实际上, 海洋初级生产力的营养物质限制是一个十分复杂的科学问题, 目前的研究表明, 在特定条件下, N、P、Fe、Si 都可能成为初级生产力的限制因子 (Smith, 1984; Martin et al., 1994; Kolber et al., 1994; Falkowski, 1995; 刘晓丹, 1996; 秦延文等, 1998; Berges & Falkowski, 1998), 而且, 营养物质对初级生产力的限制存在时空变异性 (Kirkkala et al., 1998; Zohary & Robarts, 1998), 如在爱琴海 (Archipelago Sea), 磷通常是近岸海域初级生产力的限制因子, 然而在中部海区, 限制因子随时间而改变, 春、初夏季为磷限制, 晚夏、秋季为氮限制, 并且随富营养化趋势的加重, 初级生产力呈由氮或磷限制转变为氮限制 (Kirkkala et al., 1998); 又如在亚德里亚海 (Adriatic Sea), 氮、磷是最常见的限制因子, 硅是第三常见的限制元素, 然而, 在靠近 Po 河三角洲的水域, 铁和维生素则是初级生产力的限制因子 (Maestrini et al., 1997); 此外, 随着近岸海域富营养化程度的加剧, 铁和硅对初级生产力的限制作用有增加的趋势 (Maestrini et al., 1997)。

磷作为重要的生源要素之一, 对海洋初级生产过程及其它生源要素的生物地

Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to etd@xmu.edu.cn for delivery details.

厦门大学博硕士论文摘要库